

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*165.51:630*.181.8:581*.44

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
И СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ
В МОЛОДЫХ ДРЕВОСТОЯХ НА ЗАЛЕЖАХ***

© 2012 г. Л. С. Ермолова, Я. И. Гульбе, Т. А. Гульбе

*Институт лесоведения РАН
143030 Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл.
E-mail: root@ilan.ras.ru
Поступила в редакцию 20.10.2011 г.*

Изучены структура крон 4–5-летних деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) разного ранга высоты, сезонная динамика роста и развития вегетативных побегов разного типа в годы с контрастными погодными условиями. Выявлены экоморфологические особенности березы в условиях сомкнутых древостоев на начальных этапах формирования на залежах: раннее формирование древовидной формы в онтогенезе, особая роль силлептических побегов, принимающих участие в создании побеговой системы кроны и способствующих проявлению пластичности березы при заселении открытых пространств. Погодные аномалии рассматриваются как дополнительные факторы, влияющие на структуру древостоев на залежах.

*Морфология, береза повислая (*Betula pendula* Roth), сезонная динамика роста и развития, формирование древостоев на залежах.*

Изучению особенностей морфологической структуры отдельных видов древесных растений уделялось большое внимание как в России, так и в зарубежных странах. При этом формирование общей структуры кроны дерева часто оставалось неясным, так как исследователи несравненно большее внимание уделяли отдельным элементам кроны: листьям, побегам, ветвям, из которых в конечном итоге складывается форма дерева, и редко рассматривали дерево как целостную систему [2]. Устранить это несоответствие помогает идея выделения структурных морфологических единиц кроны и распределения их по различным уровням интеграции. В настоящее время предлагается следующая полная иерархическая шкала структурных морфологических единиц кроны дерева: побег, элементарная побеговая система, ветвь от ствола и крона в целом [1]. Активное продвижение в фундаментальной науке направлений, связанных с изучением и моделированием архитектуры крон, призвано удовлетворить потребности разных прикладных разделов лесоводственного и ботанического профиля. Но дальнейшему разви-

тию теоретических положений этих направлений препятствует недостаточная изученность морфоструктурных особенностей конкретных древесных видов.

Строение годичного побега березы довольно подробно описано во многих работах [3, 6–10, 13, 15, 16]. Обычно морфоструктуру крон изучали на отдельных ветвях или свободно растущих одиночных деревьях, не подвергавшихся ценотическому воздействию [18]. В работах морфофизиологического плана чаще всего описываются вполне сформировавшиеся побеги и ветви, завершившие свой рост, или молодые саженцы [20] без учета их реакции на условия, при которых протекает развитие в течение вегетационного сезона [17]. Вполне очевидно, что ценотическая и микроклиматическая среда должна оказывать существенное влияние на систему побегов у деревьев, формирующихся в древостоях. Особенно ярко ценотические различия особей проявляются на начальных стадиях развития древостоев [5, 14].

Морфологическая структура кроны березы подробно описана в работах [18, 19]. Но ее объектами были растущие в ботаническом саду одиночно стоящие деревья березы (*Betula pendula* Roth) в генеративной фазе развития, и основное

* Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ № 09-04-01199а.

внимание обращено на демографию генеративных и вегетативных почек. Нашей же целью было изучить взаимосвязь структурной организации крон деревьев с их продуктивностью в молодняке березы не старше 6 лет на залежи, когда береза еще не достигла генеративного состояния. Эта задача отчасти решалась в предыдущих работах [5, 14]. Здесь же мы пытаемся проследить изменения в течение вегетационного сезона отдельных характеристик элементов крон: побегов (текущего года), ветвей (сегменты старше одного года), листьев, почек. Как известно, березе свойственно образование вегетативных побегов двух основных типов: ростовых, или удлиненных (ауксибласты) и укороченных (брахибласты). На некоторых ауксибластах с середины лета образуются боковые побеги (силлептические) из продолживших рост меристем пазушных почек [4, 9, 11–13].

Одной из задач настоящей работы является выявление экоморфологических свойств березы повислой при формировании кроны в период сложения фитоценозов и адаптационных реакций березы в древостое на влияние стрессовых погодных условий, отражающих стратегию этого вида при освоении свободных территорий залежи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Работы проводились на базе стационара “Городище” Северной ЛОС Института лесоведения РАН (Угличский р-н Ярославской обл.) в березовом молодняке вегетативного происхождения, сформировавшемся на залежи из погибшего

после весеннего пала 2-летнего самосева. Состав молодого древостоя по числу стволов: 9Б1Ос+Ив.

Мы использовали некоторые методические подходы из работ Л. Майлетт (L. Maillette [18, 19]): рандомизированный отбор ветвей по высотным слоям в кроне, неструктурный учет характеристик кроны в течение вегетационного сезона.

Рост и развитие структурных элементов кроны дерева зависят от рангового положения дерева в древостое, которое в молодняках на начальном этапе формирования определяется высотой. Поэтому весной 2002 г. выбрано пять экземпляров березы в возрасте 4 лет высотой: 3.1 м (Б1); 2.75 м (Б2); 2.22 м (Б3); 1.83 м (Б4); 1.44 м (Б5).

Лидирующие в древостое и наиболее угнетенные особи березы значительно различались по морфологическим характеристикам, судя по структуре их верхушечных секций (рис. 1). Поэтому все модельные деревца были поделены на группы: “высокие” Б1 и Б2, “низкие” Б4 и Б5. Береза Б3 заняла промежуточное положение, т.к. одни ее показатели относились к первой группе, другие – ко второй. В целом категории модельных особей соответствовали ранжированию деревьев по высоте, проведенному на этом участке на основании анализа хода роста модельных деревьев [14]. Лишь Б1 отличается от растений своей высотной группой из-за повреждения терминального побега весенним заморозком. Для сравнения деревьев разного ранга на рисунках приведены только три модельных дерева, наиболее соответ-



Рис. 1. Структура и динамика побегов верхних секций модельных деревьев березы Б1, Б2, Б4 за два года: 1, 2, 3 – пролептические побеги в 2001, 2002 и 2003 гг.; 4, 5, 6 – силлептические побеги 2001, 2002 и 2003 гг.; 7 – живые побеги (ауксибласты); 8 – прекратившие рост ветви; 9 – живые ветви, исключенные из наблюдения в 2003 г.; 10 – отмершие ветви; 11 – живые брахибласты; 12 – отмершие брахибласты.

Таблица 1. Высота дерева и длина главного и силлептических побегов в верхней секции модельных деревьев разного ранга в 2002 и 2003 гг.

№ дерева	2002 г.					2003 г.				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Б1	337	26.5	24.8	51.3	48.3	394	56.5	3.9	60.4	6.6
Б2	307	32.2	79.8	111.0	71.9	390	83.5	104.4	187.9	55.6
Б3	260	38.5	51.6	90.1	57.3	332	63.2	71.6	134.8	53.1
Б4	226	43.3	18.7	62.0	30.2	237	11.0	38.8	49.8	77.9
Б5	155	11.0	–	11.0	–	162	7.6	–	7.6	–

Примечание. 1 – высота дерева после завершения прироста, см; 2 – прирост главного побега, см; 3 – суммарная длина силлептических побегов, см; 4 – длина разветвленного годовичного побега, см; 5 – вклад силлептических побегов в суммарную длину разветвленного годовичного побега, %. В табл. 1, 3, 4 и 5 Б1-Б5 – номера деревьев.

ствующих своей группе: Б1, Б2 и Б4. Изменение размерных характеристик и структуры верхних секций модельных экземпляров березы за 2 года показано на рис. 1 и в табл. 1. Длина побегов на рис. 1 изображена в масштабе 1 : 5, длина междоузлий и угол отхождения боковых ветвей произвольные.

Мы использовали терминологию разных типов побегов из [14]: терминальный побег текущего и предыдущих лет – главный побег дерева (стволик); апикальные – ростовые побеги (ауксибласты), выросшие из верхушечных почек ветвей 1-го порядка предыдущих лет; латеральные – выросшие из боковых перезимовавших почек предыдущего года. Эти типы побегов мы относим к пролептическим [9] в отличие от силлептических (1-го или 2-го порядков), формирующихся на пролептических из почек текущего года. Силлептические побеги чаще всего формируются на ауксибластах в верхних частях кроны на 1- или 2-летних секциях. К брахибластам относили побеги длиной менее 3 мм, как это было принято в [18]. Брахибласты появляются на стволе и ветвях всех порядков двух лет и старше.

Весной 2002 года до начала роста каждое модельное дерево, начиная с верхушечной почки, было разделено на секции, соответствующие ходу роста дерева по высоте (приросту ствола за 1 год). В кронах разных особей насчитывалось по 3–4 секции, несущих боковые ветви. На каждой секции подсчитывали число побегов и ветвей 1-го порядка (отходящих от ствола) и отбирали по 1–3 модельных ветви разного размера для дальнейших наблюдений. Составляющие верхнюю секцию в начале наблюдений (2002 г.) терминальный побег 2001 г. и сформировавшиеся на нем в том же году силлептические побеги изучали в полном объеме.

В 2003 г. вновь образовавшиеся в верхней секции боковые побеги учитывали полностью, если их было не более 8, и выбирали для наблюдения 3-4 модельных побега из разных частей материнской ветки, если их было 14–16 шт. Ветки нижележащих секций изучали по той же методике.

В течение вегетационных сезонов 2002–2003 гг. определяли прирост в длину и отмирание побегов разных типов, отмечали число развернувшихся листьев (учитывались листья длиной ≥ 1 см), формирование видимых глазом пазушных (боковых) и апикальных почек, а в конце сезона подсчитывали число опавших листьев на побеге. Отмечали время и место (номер листа от основания побега) появления на оси ауксибласта силлептических побегов 1-го и 2-го порядков. У полученных морфологических характеристик рассчитывали средние для секции показатели на побег.

В 2002 г. наблюдения проводили через 5 дней. В 2003 г. промежутки между сроками наблюдения были неравновелики, поэтому результаты измерений даны в расчете на 1 сутки.

По данным Угличской метеостанции, вегетационный сезон 2002 г. значительно отличался от средних многолетних показателей: при повышенной средней температуре воздуха в июле сумма осадков за апрель-август была почти втрое ниже среднего (табл. 2). Согласно шкале Госсена-Вальтера, период от начала июня до середины сентября следует считать засушливым. К тому же в середине мая 2002 г. наблюдался сильный заморозок, повредивший уже распустившиеся побеги и листья многих деревьев, с чем, по-видимому, можно связать обсуждаемое ниже аномальное развитие побегов на самых высоких деревьях, наиболее пострадавших от заморозка.

Следующий 2003 г. по метеорологическим показателям был близок к средним многолетним,

Таблица 2. Температура и осадки по метеостанции “Углич” за вегетационные периоды лет наблюдения и средние многолетние показатели

Месяц	2002 г.		2003 г.		1966–2003 гг.	
	О	Т	О	Т	О	Т
Апрель	17.2	5.4	30.4	2.8	39	4.6
Май	35.8	10.8	62.2	13.4	53	11.3
Июнь	20.9	16.0	86.9	12.2	75	15.8
Июль	14.2	21.4	38.8	20.2	75	17.9
Август	23.5	15.9	167.8	16.3	81	15.7
Сентябрь	17.3	10.8	62.6	10.7	61	10.2
Октябрь	74.8	1.4	59.0	5.2	59	4.2

Примечание. О – осадки, мм, Т – температура, °С

но хотя в июле осадков было вдвое меньше, это выровнялось показателями предыдущих и последующих месяцев. Последовательное чередование лет с контрастными погодными условиями позволило оценить воздействие стресса на отдельные морфоструктуры в кронах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение числа побегов разных типов. В 2002 г. на верхних секциях деревьев березы присутствуют лишь ауксибласты с силлептическими побегами. На нижних секциях преобладают брахибласты, достигая 70–100% от общего числа побегов. Брахибласты в молодняках березы появляются иногда в 2-летнем возрасте дерева у основания побегов предыдущего года [5] и могут сохраняться в течение нескольких лет. Отмирание большей части ветвей в самых нижних секциях (четвертой – у деревьев высокого ранга, третьей – у деревьев низкого ранга) произошло к началу сентября. В одновозрастном молодняке чем выше дерево, тем большую долю в кроне составляют ауксибласты и тем значительнее их процент в нижних секциях кроны.

В 2003 г. возраст каждой секции увеличился на 1 год, доля числа брахибластов в них возросла. В верхнюю секцию кроме ауксибластов и брахибластов, образовавшихся на апикальных побегах прошлого года, вошли также побеги, формирующиеся на их силлептических приростах (рис. 1). В верхней секции высоких деревьев доля брахибластов составила 40–50%, у низких доходила до 80–100%. Во второй секции двух низких деревьев и в третьей секции высоких ауксибласты не образуются, листья размещены лишь на брахибластах. В целом у молодых деревьев березы относительная численность брахибластов с возрастом увеличивается.

На модельных ветвях деревьев Б1, Б3, Б4 было по 3–4 силлептических побега, сформировавшихся на побегах из терминальных почек (Б3, Б4) либо на заменяющих их одном или нескольких верхних силлептических побегах, как у Б1 и Б2 (рис. 1). Общее число силлептических побегов 1-го порядка на двух модельных ветвях дерева Б2 в 2003 г. составляло 20 шт., побегов 2-го порядка – 3 шт.

Рост терминального и силлептических побегов верхней секции. В 2002 г. рост терминального и силлептических побегов происходил дольше, чем у остальных ауксибластов, максимум интенсивности прироста пришелся на две первые декады июля против июня у апикальных побегов (рис. 2, а). В это время прирост главной оси терминального побега составлял 0.8–1 см в сутки, силлептические побеги в сумме прирастали у высоких особей на 3–3.8 см, у низких – на 1.5 см в сутки. Верхушечный побег, как правило, прекращал расти к концу июля, но интенсивность прироста у него снижалась уже ко времени появления силлептических побегов. Силлептические побеги высоких деревьев в 2002 г. заканчивали прирост иногда на 3 недели позже, чем главная ось.

В середине августа терминальный побег главной оси и апикальные побеги некоторых боковых ветвей березы начинают усыхать вместе с 2–3 верхними метамерами, поэтому в следующем году верхушечным становится побег, растущий из нижележащей боковой почки или апекса верхнего силлептического побега.

Высокие среднесуточные температуры июня 2002 г. сказались на сроках появления силлептических побегов березы: начало их развития на самом высоком дереве отмечалось 29 июня, на более низких на 3–5 дней раньше. Они сформировались в пазухах листьев главного побега

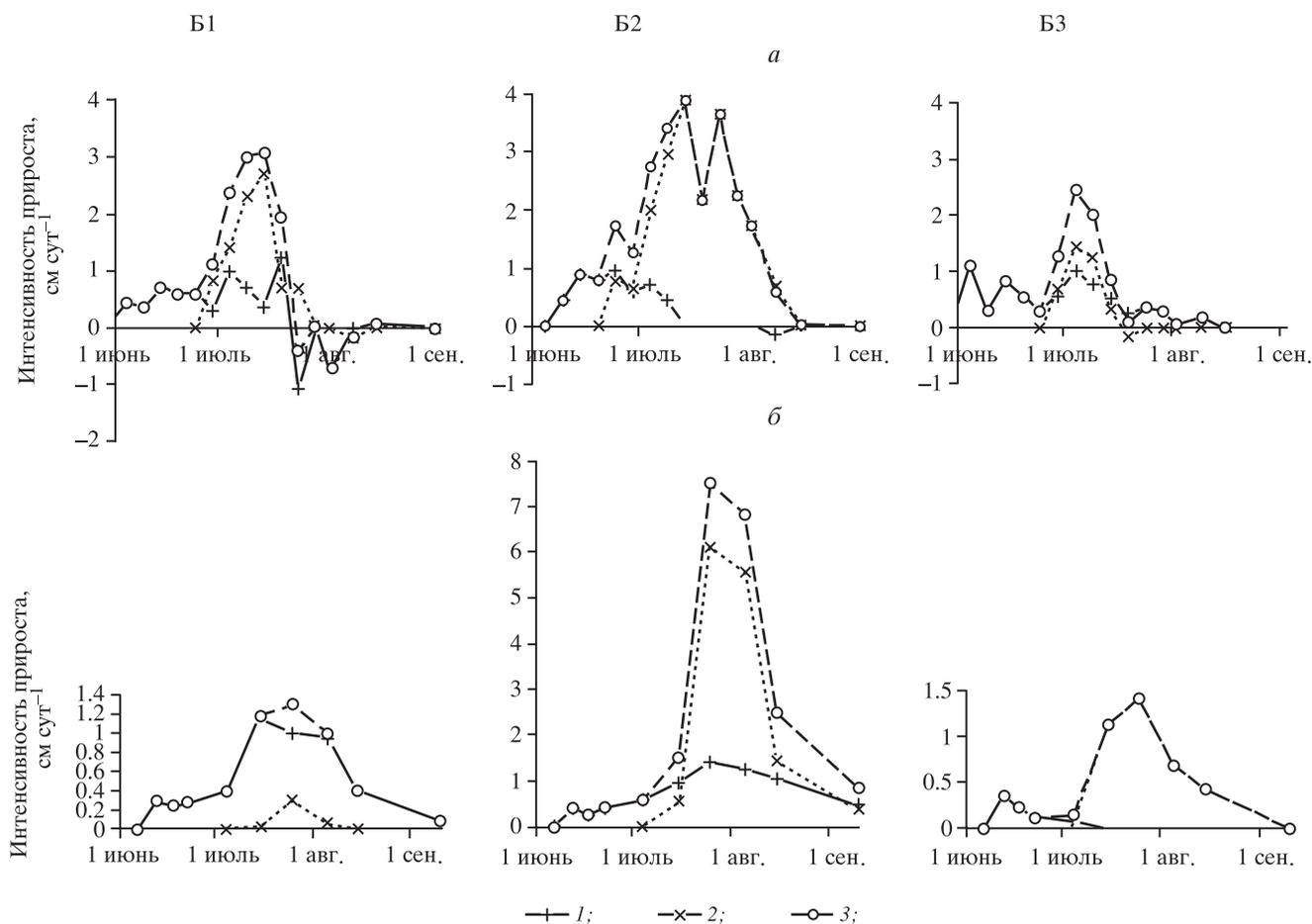


Рис. 2. Интенсивность прироста (см сут.⁻¹) терминального побега (1), силлептических побегов на нем (2) и в сумме (3) у деревьев разного ранга (Б1, Б2, Б4) в 2002 г. (а) и в 2003 г. (б).

или ауксибластов боковых ветвей, обычно начиная с 5-го или 6-го метамера, а число их зависело от длины побега, что согласуется с данными [13]. Наиболее интенсивный прирост силлептических побегов происходил во второй декаде июля.

К концу вегетационного сезона длина главной оси терминального побега оказалась обратно пропорциональна рангу деревьев по высоте, за исключением самого низкого дерева (табл. 1). Видимо, это связано с влиянием поздневесеннего заморозка, сильнее повредившего более высокие деревья. В то же время общий прирост всех осей разветвленного элементарного побега, включая не поврежденные заморозком силлептические побеги, снижался прямо пропорционально уменьшению высоты дерева (кроме Б1 и Б5). После завершения прироста доля силлептических побегов в общей длине разветвленного верхушечного побега на модельных деревьях Б1, Б2, Б3 и Б4 составляла в 2002 г. соответственно 48.4, 71.9, 57.3, 30.2% (табл. 1).

Весной 2003 г. у высоких деревьев (Б1, Б2) терминальная почка с некоторой частью побега оказалась отмершей и главный побег развился из верхушечной почки верхнего силлептического побега прошлого года (рис. 1). У двух следующих по высоте деревьев (Б3, Б4) нарастание оси главного побега происходило из терминальной почки прошлого года, у Б5 верхушечная почка прошлого года образовала укороченный побег, а ауксибласт сформировала вторая сверху почка.

В 2003 г. по сравнению с 2002 г. прирост терминального побега у высоких деревьев увеличился в 1.5–2.5 раза, а у двух деревьев низкого ранга уменьшился в 1.5–4 раза (табл. 1). В конце вегетационного сезона величина прироста главного побега у самого высокого дерева (Б1) оказалась меньше, чем у двух следующих по высоте. Общая длина трех силлептических побегов на нем также очень мала, по-видимому, вследствие прошлогоднего повреждения заморозком. На других деревьях величина прироста уменьшалась по мере

снижения их высоты, как и общая длина появившихся на них силлептических побегов (табл. 1).

Интенсивность роста главной оси терминальных побегов в 2003 г. была замедленной: у низких деревьев – до начала, у высоких – до середины июля и не имела заметных колебаний (рис. 2, б). В этот период средний прирост побегов составлял 0.2–0.3 см в сутки у всех деревьев. Максимальная интенсивность роста главной оси проявилась на 2–3 недели позже, чем в 2002 г., одновременно с появлением силлептических побегов в конце июля. Но в отличие от 2002 г. прирост главных осей деревьев Б1 и Б2 усилился с развитием на них силлептических побегов. С начала июля до начала августа интенсивность роста их терминальных побегов была в 2 раза выше, чем в 2002 г. и достигла у Б2 1.6 см в сутки. На низких деревьях с небольшой длиной верхушечных побегов (Б4) их прирост снизился до 0.2 см в сутки, завершившись в середине июля.

Пик интенсивности роста силлептических побегов 2003 г. запаздывал по сравнению с 2002 г. на 2–3 недели и приходился на середину июля – начало августа (рис. 2, б). В середине августа снизился прирост как оси разветвленного годичного побега, так и силлептических побегов на деревьях всех рангов высоты, где они сформировались.

Средняя длина и интенсивность роста ауксибластов на разных секциях. На одних и тех же высотных секциях в 2002 и 2003 гг. длина среднего ауксибласта, как правило, была тем меньше, чем ниже дерево. Исключением было самое высокое дерево, на росте которого весенний заморозок 2002 г. повлиял сильнее всего: длина его ауксибластов в первой секции была вдвое меньше, чем у Б2, Б3 и Б4 (табл. 3).

Независимо от ранга дерева длина среднего для секции ауксибласта уменьшается от вершины кроны к основанию. Длина побега в каждой нижележащей секции после завершения роста в разные годы на 60–80% меньше, чем в расположенной выше.

В течение вегетационного сезона 2002 г. интенсивность роста ауксибластов заметно колебалась (рис. 3, а). Характерно совпадение времени наступления максимумов и минимумов роста побегов на разных высотных секциях (т.е. на сегментах ствола одинакового возраста) и у деревьев разного ранга, что обусловлено, по-видимому, изменениями погодных условий в период роста. Замедление, а затем и прекращение прироста побегов начинается с нижних частей кроны: в четвертой секции – в конце июня – начале июля, в третьей и второй – в середине июля, в первой секции на 1–3 недели позже. В это время происходит усыхание апикальной части некоторых побегов, в результате чего интенсивность изменения длины среднего ауксибласта может снижаться до отрицательных величин (рис. 3, а). В верхней секции максимальная интенсивность роста по мере снижения ранга дерева соответствовала 0.8, 0.8, 0.7, 0.6, 0.3 см в сутки.

В 2003 г. первый максимум интенсивности роста среднего ауксибласта в первой секции включая силлептические побеги был в первой декаде июня, как и в предыдущем году (рис. 3, б). Второй максимум интенсивности прироста наступил в конце июня – начале июля, был более продолжительным и сильным. Он включал в себя интенсивный прирост силлептических побегов текущего года. В нижних секциях интенсивность роста побегов начинала снижаться на 15–20 дней раньше, чем на верхней. В пик интенсивности роста прирост среднего ауксибласта в соответствии с уменьшением ранга дерева составлял в первой секции: 0.2 – 0.6 – 0.35 – 0.3 – 0.2 см в сутки, во второй 0.23 – 0.18 – 0.8 см в сутки, у остальных деревьев (Б4 и Б5) в этой секции ауксибласты отсутствовали (рис. 3, б, табл. 4).

Изменение числа листьев на среднем побеге. Динамика численности листьев на ауксибластах в течение вегетационного сезона определяется формированием новых листьев в апикальной части побега и постепенным отмиранием в базаль-

Таблица 3. Средняя длина ауксибласта (см) на разных секциях дерева (с учетом силлептических побегов) в 2002 и 2003 гг.

Секция	Б1		Б2		Б3		Б4		Б5	
	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003
1	10.7	13.7	22.3	25.0	22.2	19.0	18.4	13.3	10.3	5.6
2	14.2	8.4	15.4	6.8	14.8	10.5	10.9	0	13.7	0
3	6.4	0	7.3	0	7.6	0	0	0	0	0
4	3.8	0	2.6	0	0	0	0	0	0	0

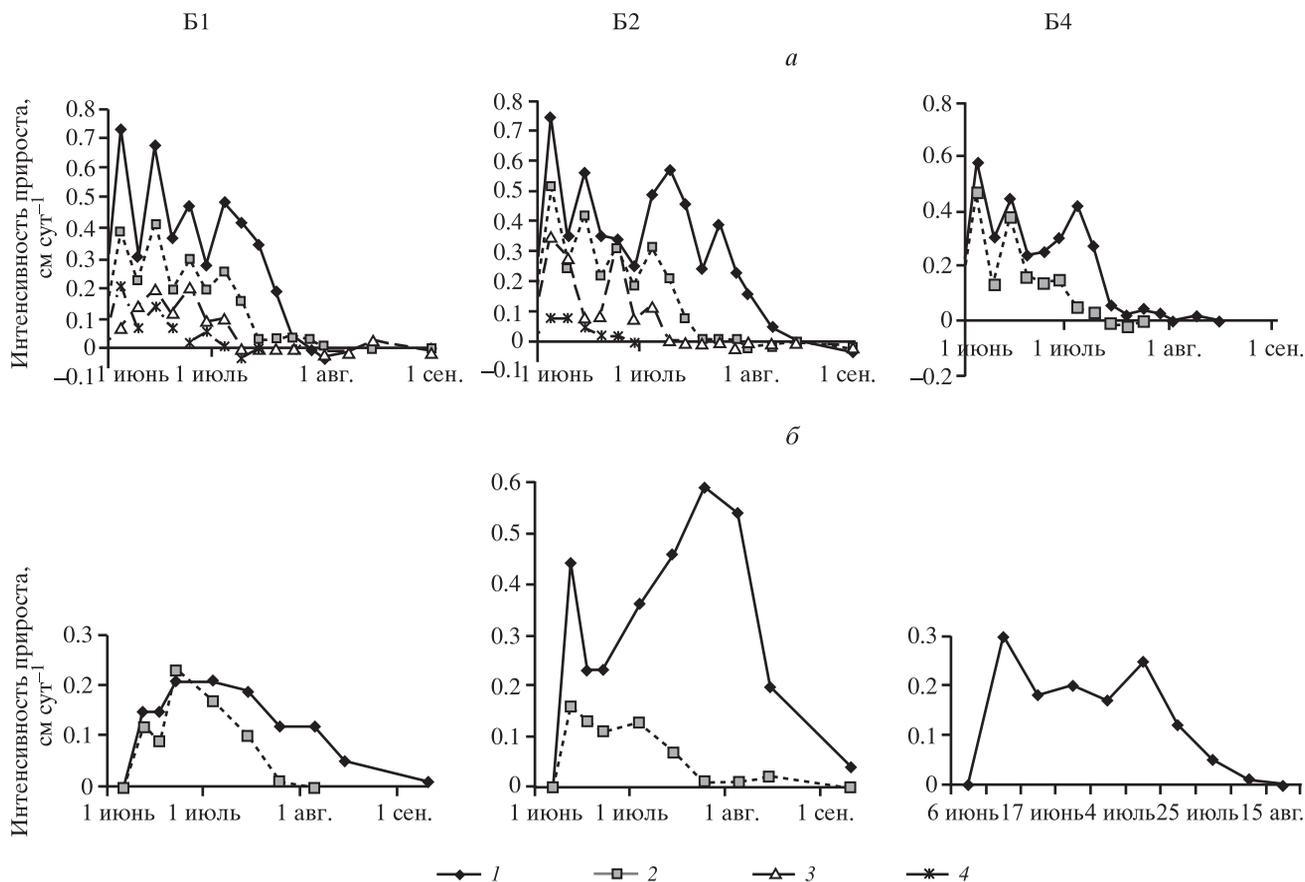


Рис. 3. Интенсивность прироста среднего ауксибласта (см сут.^{-1}) в разных секциях у деревьев разного ранга (B1, B2, B4) в 2002 г. (а) и в 2003 г. (б). 1 – секция 1, 2 – секция 2, 3 – секция 3, 4 – секция 4.

ной части. Число листьев брахибластов после распускания почек остается постоянным до времени опадения (1–3 шт.).

Анализ интенсивности изменения числа листьев целесообразно проводить на примере ауксибластов, поскольку число листьев брахибластов почти не изменяется. Наиболее интенсивно в 2002 г. число листьев на ауксибластах увеличилось в июне (рис. 4, а). У деревьев B1 и B2 листья в 1-4-й секциях в этот период увеличивалось со скоростью соответственно 0.3 – 0.24 – 0.14 – 0.08 листа в сутки (табл. 4).

Во второй половине июня с появлением силлептических побегов интенсивность изменения числа листьев снижается до отрицательных показателей. При дальнейшем увеличении числа листьев на силлептических побегах в верхней секции появляется еще один, вдвое меньший, максимум интенсивности листообразования. В нижних секциях рост числа листьев происходит более плавно и менее продолжительно. Здесь в сутки формируется 0.1–0.2 листа, а интенсивное увеличение числа листьев на ауксибластах продолжается

лишь до начала июля. Во второй половине июля интенсивность изменения числа листьев снижается сначала у низких деревьев, а через 1–2 недели и у высоких. К концу июля численный прирост перестает компенсировать опадение листьев.

В 2003 г. в первой секции больше всего листьев на среднем побеге оказалось у модели B2 (6.4 шт.), несущей наибольшее число силлептических побегов. Во второй и особенно третьей секциях с доминированием брахибластов число листьев при любом ранге дерева близко к 2 шт. Уменьшение и прекращение образования новых листьев начиналось раньше на деревьях низкого ранга и в нижних секциях. К концу сентября в верхней секции высоких деревьев остается в среднем 3–4 листа на побеге, низких – 2–0.5 листа, а во второй и третьей секциях всех деревьев листья опадают.

Интенсивность изменения числа листьев по сравнению с 2002 г. протекала гораздо более плавно, благодаря более стабильным погодным условиям. И хотя высота пиков интенсивности изменения числа листьев в 2003 г. была ниже, чем

Таблица 4. Наибольшая интенсивность прироста по длине и числа листьев среднего ауксибласта в сутки на разных высотных секциях деревьев березы в 2002 и 2003 гг.

Секция		Б1		Б2		Б3		Б4		Б5	
		2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003
1	а	0.8–0.6	0.2	0.8–0.5	0.6	0.7–0.3	0.35	0.6	0.5	0.6	0.35
	б	0.3–0.15	0.13	0.3	0.22	0.26	0.12	0.5	0.15	0.3	0.015
2	а	0.4–0.3	0.23	0.5–0.3	0.18	0.6–0.3	0.8	0.5	–	0.35	–
	б	0.24–0.1	0.12	0.24	0.08	0.12	0.05	0.12	–	0.4	–
3	а	0.2	–	0.35	–	0.4–0.2	–	–	–	–	–
	б	0.14	–	0.14	–	0.16	–	–	–	–	–
4	а	0.2	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–
	б	0.08	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание: а – максимальная интенсивность прироста ауксибласта по длине, см в сутки; б – максимальная интенсивность прироста числа листьев на среднем ауксибласте, шт. в сутки.

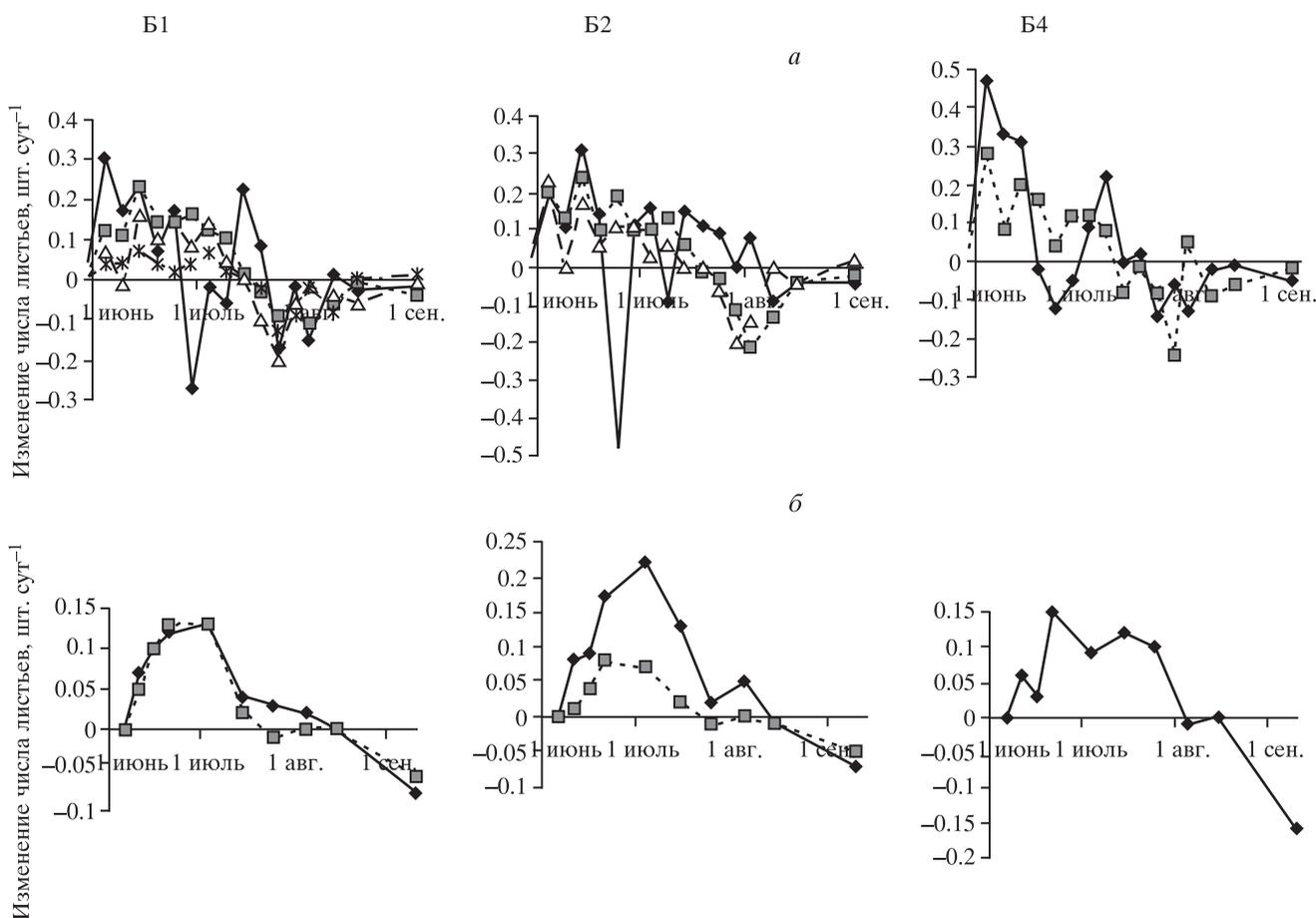


Рис. 4. Интенсивность изменения числа листьев на среднем ауксибласте (шт. сут⁻¹) в разных секциях у деревьев разного ранга (Б1, Б2, Б4) в 2002 г. (а) и в 2003 г. (б). Условные обозначения см. рис. 3.

в 2002 г. в 1.5–3 раза (табл. 4), периоды интенсивного увеличения численности более продолжительны, а прирост числа листьев чаще превышает опадение (рис. 4, а, б).

Опадение листьев. Опадение листьев березы в 2002 г. в небольшом количестве, со скоростью 0.02–0.04 листа с побега в сутки, началось еще в середине июня. Но в верхней секции модели Б1

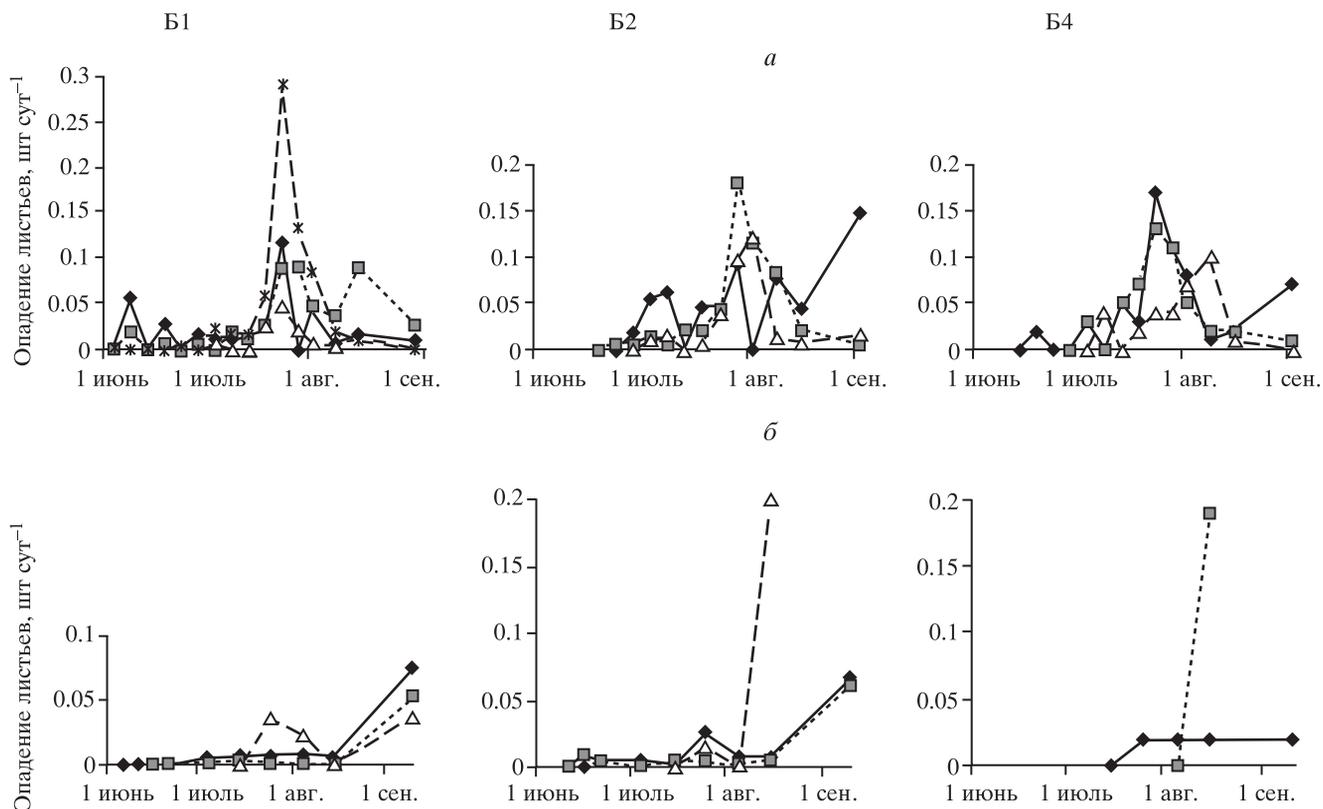


Рис. 5. Интенсивность опадения листьев на среднем побеге (ауксибласты + брахибласты) в разных секциях дерева, шт. сут⁻¹. Условные обозначения см. рис. 3.

уже в начале июня листья опадали со скоростью 0.06 листа в сутки (рис. 5, а). Однако в этот период потеря листьев компенсировалась появлением новых. В середине июля у деревьев всех рангов интенсивность опадения возросла и была высокой до начала августа. В период максимума в последней декаде июля интенсивность опадения в первой секции высоких деревьев составила 0.1 лист в сутки, а на низких деревьях – до 0.2 листьев в сутки. К середине августа интенсивность опадения листьев снизилась, а в первых числах сентября начался массовый листопад.

В 2003 г. опадение отдельных листьев, как и в 2002 г., началось во второй половине июня, а первая значительная волна опадения листьев, наступившая в августе, была на порядок слабее предыдущего года (рис. 5, б). Массовый листопад в верхней секции начался на две недели позже. Большая часть листьев здесь опала к середине сентября. Во второй и третьей высотных секциях эти процессы замедлились лишь на неделю, а листопад в них завершился в конце августа.

Изменение числа почек. Появление видимых глазом почечных структур начинается в пазухах 3–4-го листа ауксибластов (т.е. после заверше-

ния роста 1-го листа летней генерации), когда его длина достигает 5–6 см. В 2002 г. первые боковые почки на верхних секциях появились в начале июня.

Число почек на одном побеге больше зависит от места расположения побегов в кроне, чем от ранга дерева (табл. 5). В период начального формирования древостоя верхние части крон деревьев всех высотных групп имеют сходные условия освещения, и число почек на их ауксибластах определяется только индивидуальными особенностями и микроусловиями расположения дерева. Более заметно уменьшение числа боковых почек на побеге со снижением ранга дерева во второй секции: у низких особей ауксибласты содержат в 1.5–2 раза меньше почек, чем у крупных. По высотным же секциям в направлении основания крон число боковых почек уменьшается от 6–7 до 2.3–3.6 шт. на одном ауксибласте. На самых мелких экземплярах в нижних секциях ауксибласты отсутствуют, а у 10–12% брахибластов не формируются верхушечные почки (табл. 5).

Интенсивность изменения числа боковых почек в течение вегетационного сезона в верхней секции носит пульсирующий характер, что связано

Таблица 5. Максимальное число почек и листьев березы на среднем побеге в 2002 и 2003 гг.

Секция	Показатель	2002					2003				
		Б 1	Б 2	Б 3	Б 4	Б 5	Б 1	Б 2	Б 3	Б 4	Б 5
1	а	6.0	7.0	6.2	7.2	5.4	4.5	5.4	5.4	6.4	3.0
	б	1	1	1	1	1	1	1	1	0.9	0.9
	в	5.6	7.5	7.1	7.5	7.6	5.6	6.6	5.2	3.2	2.3
2	а	5.5	6.8	5.7	4.6	3.0	2.5	3.1	0.9	–	–
	б	1	1	1	1	0.9	0.9	0.9	1	0.9	0.9
	в	6.0	5.4	4.3	3.9	3.1	2.6	2.8	3.9	1.9	1.8
3	а	2.8	3.6	3.3	–	–	–	–	–	–	–
	б	1	1	0.9	1	1	0.9	0.4	1	–	–
	в	2.9	2.5	2.9	1.8	1.9	1.6	2.1	2.0	–	2.0
4	а	2.3	1	–	–	–	–	–	–	–	–
	б	0.9	1	1	–	0.6	–	–	–	–	–
	в	2.2	2.3	1.3	–	1.9	–	–	–	–	–

Примечание: а – число боковых почек на среднем ауксибласте, шт., б – число верхушечных почек на среднем побеге, шт., в – число листьев на среднем побеге, шт.

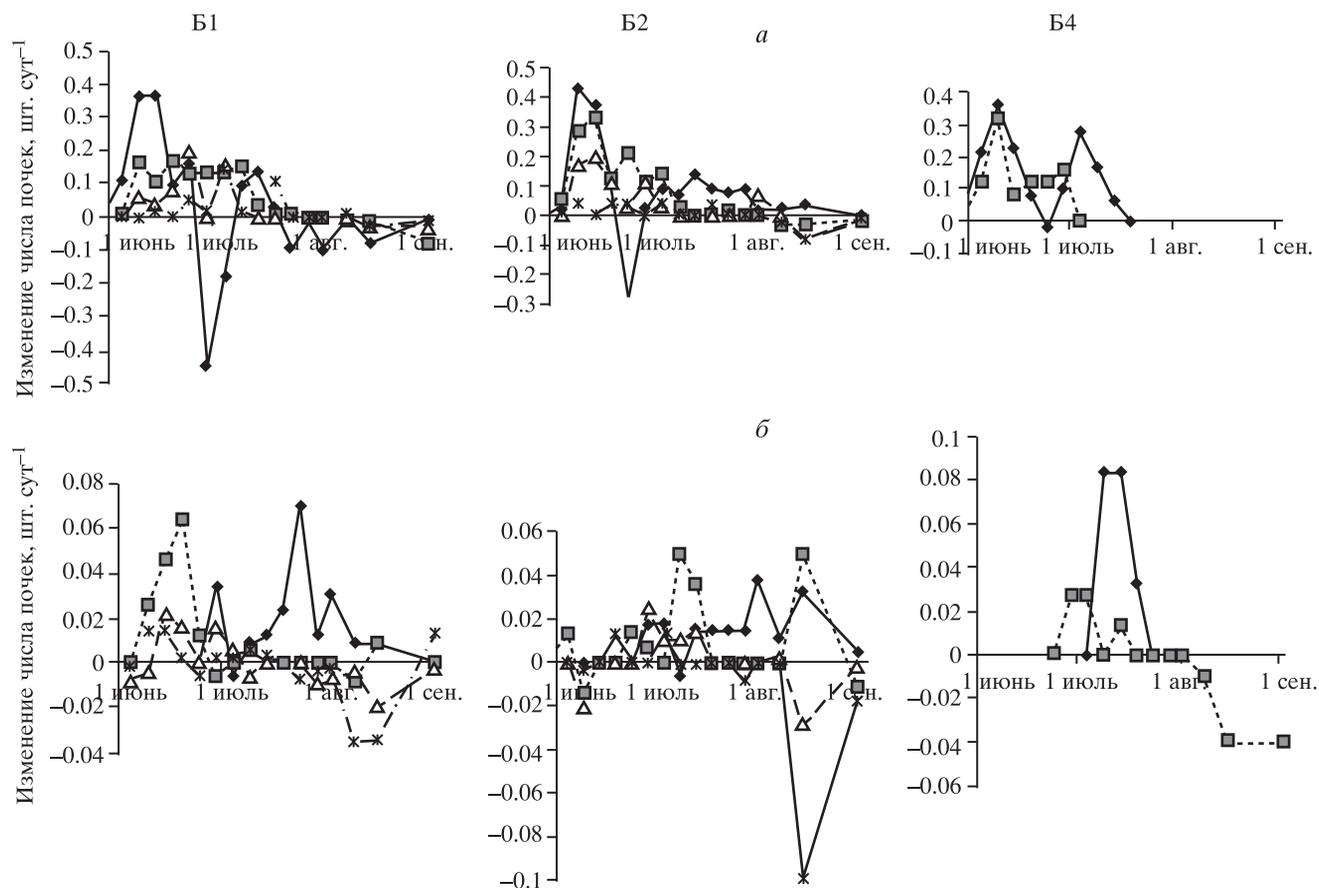


Рис 6. Интенсивность формирования латеральных (а) и апикальных (б) почек на среднем побеге (шт. сут⁻¹) у деревьев разного ранга (Б1, Б2, Б4) в 2002 г. Условные обозначения см. рис. 2.

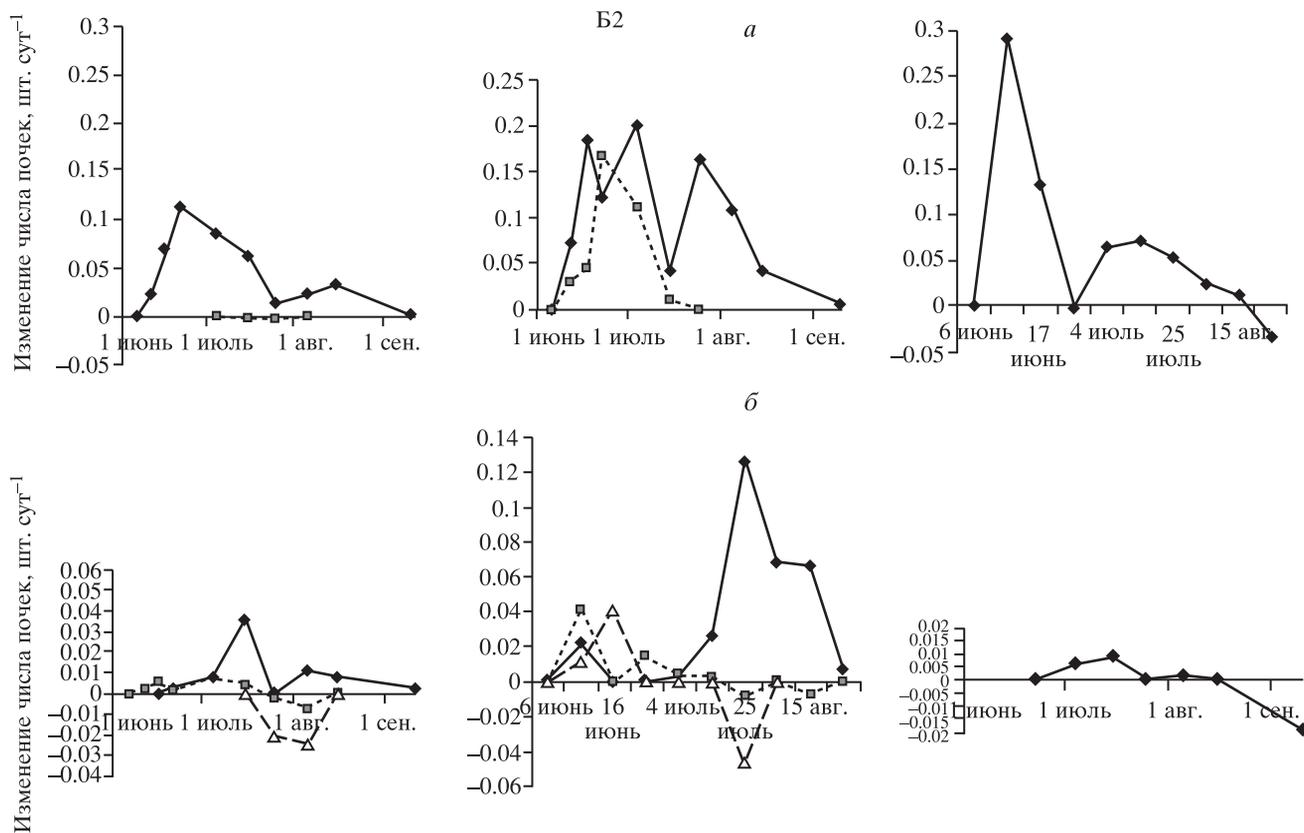


Рис 7. Интенсивность формирования латеральных (а) и апикальных (б) почек на среднем побеге (шт. сут⁻¹) у деревьев разного ранга (Б1, Б2, Б4) в 2003 г. Условные обозначения см. рис. 2.

с разными периодами роста и развития ауксибластов (рис. 6, а). Сезонная динамика формирования почек в целом сходна у деревьев разного ранга. Наибольший прирост числа боковых почек был в середине июня. Следующий за этим спад в верхней секции обусловлен появлением силлептических побегов, еще не имеющих почек. В первой половине июля образуются почки на силлептических побегах. Особенно интенсивно это происходит у низких деревьев, но уже к концу июля с замедлением роста ауксибластов прирост числа почек на них прекращается. В нижних секциях колебания интенсивности прироста почек в целом соответствуют верхним секциям, хотя среднее число почек на один ауксибласт здесь в 2–3 раза ниже.

Апикальные почки ауксибластов в верхних секциях появляются в середине июля (у низких деревьев на неделю позже). Наиболее интенсивный прирост их числа происходит в конце июля, и к середине августа верхушечные почки сформированы у всех побегов (рис. 6, а). Во вторых секциях, где значителен процент брахибластов, уже в конце мая в соответствии с уменьшением ранга дерева верхушечные почки имеются у 25, 40, 50,

60 и 65% побегов. Завершается образование апикальных почек здесь на 3–4 недели раньше, чем на ауксибластах верхних секций (к началу июля). В третьей и нижележащих секциях верхушечные почки к концу мая были образованы у 70–100% побегов (брахибластов).

В 2003 г. в первую секцию, кроме вновь образовавшихся побегов, вошли и ветви прошлого года, более многочисленные побеги которых дали меньший прирост. Поэтому среднее число латеральных почек на одном ауксибласте по сравнению с 2002 г. здесь ниже в среднем на 1.5 шт., во 2-й секции у высоких деревьев – на 3–3.5 шт., а у низких они отсутствовали (рис. 6, б, табл. 5).

Интенсивный рост числа латеральных почек на высоких деревьях, как и развитие побегов, в сравнении с 2002 г. начался на неделю позже и был на 2 недели более продолжительным (на низких деревьях – на неделю). Второй (меньший) максимум, явившийся результатом развития силлептических побегов, пришелся на конец июля – начало августа у высоких деревьев и на первую половину июля у низких (рис. 7, а). В начале июля во второй секции одновременно со снижением роста

ауксибластов прекратилось формирование новых латеральных почек.

Максимальный прирост числа апикальных почек в первой секции был во второй половине июля, постепенно снижался до середины августа, и к началу сентября число верхушечных почек стабилизировалось (рис. 7, б). В нижних секциях верхушечные почки брахибластов образовывались в начале июня, в конце июня часть их начала отмирать, что характерно для побегов начавших отмирать ветвей.

Морфологическое строение и особенности развития отдельных особей березы складываются в самом раннем возрасте и зависят от многих причин внутреннего и внешнего характера. Эти причины определяют степень развитости (ранг) дерева в древостое.

Форма дерева, соотношение фракций фитомассы и структура побегов различны на разных этапах онтогенеза. И.Г. Серебряков по общей форме кроны, величине годичных побегов и степени сформированности корневой системы выделяет для условий Подмосковья пять возрастных периодов в онтогенезе березы [12]. Согласно этой классификации, возраст 5–8 лет соответствует началу второго периода, когда береза должна приступить к образованию кустовидной формы. Однако в исследуемом нами молодняке этого возраста растения березы представляют собой “узкокронное островершинное дерево с лидерной осью, прослеживающейся до вершины кроны”, что по описанным морфологическим признакам соответствует третьему возрастному периоду [12, с. 201]. Это можно объяснить своеобразием развития березы: с одной стороны, на корневой системе двухлетней заросли после пала, с другой, в условиях сомкнутого древостоя на незадерненной залежи.

Известно свойство апикальных почек у побегов березы отмирать в конце вегетационного сезона и прирастать симподиально следующей весной за счет боковых почек [10, 11, 17]. Моноподиальный прирост ауксибластов березы считается редким явлением, в большей степени свойственным еще не плодоносящим молодым или порослевым особям [11]. По нашим наблюдениям в молодняках березы на залежах, моноподиальный прирост терминальных и латеральных побегов встречается достаточно часто. В исследуемом молодняке из пяти модельных деревьев только у двух (40%) терминальный побег усыхал осенью, у двух других (40%) весной следующего года продолжался моноподиальный прирост и один терминальный побег (20%) самого низкого деревца после пере-

зимовки образовал брахибласт. Во вторых секциях к осени апикальные почки усохли у 15% из 13 модельных веток, 31% веток следующей весной продолжили рост моноподиально, 46% образовали укороченные побеги, а остальные усохли до окончания вегетационного периода. В третьих секциях всех сохранившихся веток апикальные почки образовали брахибласты в следующем году, а иногда два года подряд.

Побеги разных типов у березы, кроме морфологических различий, имеют специфические ритмы развития и выполняют различные функции. Основная функция ауксибластов – рост и увеличение порядков ветвления для освоения нового пространства в процессе конкуренции с другими особями в древостое. Брахибласты осуществляют функции фотосинтеза в ранневесенний период и усвоение рассеянной солнечной радиации летом. Количественное соотношение типов побегов на отдельном дереве и в древостое важно для понимания взаимодействия их функций в разные периоды вегетационного сезона и онтогенеза дерева. Относительная численность брахибластов у всех групп с годами растет. Эти особенности необходимо учитывать при организации фенологических и мониторинговых наблюдений березы.

Особую роль в экоморфологии березы в ранние стадии развития на залежах играют силлептические побеги. У березы в молодом возрасте силлептические побеги составляют значительную долю массы кроны, увеличивают число побегов и удлиняют общий линейный прирост на 50–80% (табл. 1). Кроме того, у молодых особей они участвуют в формировании побеговой структуры кроны, иногда заменяя главную ось дерева. Силлептические побеги снабжают растения дополнительной долей листовой поверхности для более интенсивного усвоения солнечной энергии. Так, в период наибольшей интенсивности прироста в 2002 г. на главной оси нарастает 0.2–0.4 листа за сутки, а на силлептических осях до 1.4 листа. Листья на силлептических осях верхней секции дольше сохраняют синтезирующую поверхность и продлевают фотосинтез до трех недель. Силлептические побеги являются дополнительным резервом в проявлении пластичности березы при заселении свободных пространств залежей. Они могут быть органами адаптации к воздействию неблагоприятных условий и компенсировать снижение прироста главного побега при его повреждении.

Количество, расположение и динамика живых почек на дереве определяют последующий рост и формирование его кроны. Почки на дереве сильно различаются размерами (объемом,

длиной) и числом листовых примордиев, в них заложённых. Следует выделить два качественно различных типа вегетативных почек: апикальные (верхушечные), завершающие рост побегов всех типов и порядков ветвления, и латеральные (боковые), появляющиеся в пазухах листьев в год их образования и в следующем году прорастающие в побеги (ауксибласты или брахибласты) более высокого порядка. У ауксибластов апикальные почки располагаются на концах годичных побегов и обеспечивают прирост в длину побегов будущего года того же порядка. У березы эти почки иногда к осени усыхают и весной побеги прирастают симподиально из последней сохранившейся почки, которая и становится апикальной. Брахибласты, как правило, образуют лишь апикальные почки, всегда прорастающие моноподиально.

Периодические наблюдения в течение двух лет показали, с одной стороны, взаимосвязанность развития разных органов и их комплексов в течение вегетационного сезона, с другой, – коррекцию сроков отдельных фенофаз сложившимися погодными условиями [21]. Колебания интенсивности прироста ауксибластов для каждого года совпадают во всех секциях и у деревьев любого ранга, что говорит о возможной обусловленности роста погодными условиями. Пики интенсивности роста числа листьев и боковых почек появляются через 5–7 дней после пиков прироста ауксибластов. В период вегетации наиболее выражены морфологические изменения в верхней секции. Причин этого может быть несколько: образование особенно длинных ауксибластов с большим числом листьев и малая доля брахибластов, формирование дополнительных силлептических побегов, большая амплитуда колебаний погодных характеристик в верхней части полога.

При сравнении особей березы разных рангов высоты можно заключить, что за 2 года наблюдения и в разных высотных секциях численность побегов, величина и продолжительность роста, облиственность среднего ауксибласта, как правило, была тем меньше, чем ниже дерево, уменьшаясь от вершины кроны к основанию у деревьев всех рангов. С уменьшением ранга дерева и в направлении основания кроны среднее число почек на 1 см ауксибласта сокращается. Это не зависит от длины побегов, а связано скорее с более слабым их облиственением на низких деревьях и в нижних частях крон. С возрастом число почек, т.е. будущих побегов, в нижних секциях также снижается, способствуя быстрому очищению низа ствола от сучьев.

Весенний заморозок и последующая засуха 2002 г., очевидно, стали причиной отклонений фенологического развития березы. Летом высо-

кие температуры ускорили все ростовые процессы. Интенсивный прирост терминального побега, появление и прирост силлептических побегов начались на 2–3, иногда на 4 недели раньше, чем в 2003 г. Однако продолжительность фаз развития отдельных органов в 2002 г. из-за засухи была сокращена: рост силлептических побегов составлял 30–35 дней, в 2003 г. 40–45 дней (кроме 20 дней у дерева Б1). В 2003 г. увеличение числа листьев продлилось на 2 недели, их опадение начиналось на месяц позже, формирование боковых и апикальных почек также произошло на 1–2 недели позже, как и отмирание апикальных почек осенью. В 2002 г. во время появления силлептических побегов прирост главной оси терминального побега снижался, в отличие от 2003 г., когда интенсивность прироста главной оси у высоких деревьев увеличилась в 2 раза. Влияние заморозка весной 2002 г., по-видимому проявилось в инверсии прироста терминального побега: у высоких особей он был ниже, чем у низких.

Заключение. Морфоструктура крон березы на первых этапах формирования сомкнутого древостоя на молодой залежи характеризуется своими особенностями. Ускоренное онтогенетическое развитие, выражается в раннем формировании древовидной формы за счет относительно частого моноподиального прироста терминального побега и образования значительного числа силлептических побегов. Важная роль силлептических побегов в экоморфологии березы на залежах состоит в увеличении годичной продукции, обогащении фотосинтетически активной поверхностью листьев и более чем двойном увеличении годичного линейного прироста разветвленного верхушечного побега. Они принимают участие в формировании побеговой системы кроны и способствуют большей пластичности березы при поселении на свободной территории залежи.

Погодные аномалии влияют на дифференциацию структуры молодого древостоя, способствуя его самоизреживанию, замедляя у слабых особей прирост побегов, листьев и почек, сокращая образование силлептических побегов, а затем и ауксибластов. С другой стороны, периодические заморозки могут сдерживать рост в высоту и развитие наиболее высоких деревьев, создавая относительную однородность в вертикальном сложении древостоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–32.

2. Антонова И.С., Белова О.А. К вопросу выделения архитектурных единиц кроны древесных растений умеренной зоны // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники XXI века. Матер. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. Ч. 1. С. 94–96.
3. Белостоков Г.П. Морфологическая структура скелетной ветви березы пушистой // Уч. зап. Смоленского пед. ин-та. 1966. Т. 16. С. 94–100.
4. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978.
5. Гульбе А.Я. Побегообразование березы двух- и трехлетнего возраста при формировании полога молодняка на старой залежи // Стационарные лесоэкологические исследования (методы, итоги, перспективы). Матер. и тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 47–48.
6. Ермолова Л.С. Структура площади листовой поверхности годичных побегов у молодых растений ольхи серой и березы повислой // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. III. Вып. 4. С. 41–45.
7. Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Уткин А.И. Ростовые побеги как элемент структуры крон в пологе березняка // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 79–89.
8. Костина М.В. Строение и положение первых филломов на главной и боковых осях у представителей семейств *Betulaceae* и *Salicaceae* // Бюлл. ГБС. 2003. Вып. 185. С. 138–148.
9. Михалевская О.Б., Костина М.В. Структура развития и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth // Бюлл. ГБС. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
10. Михалевская О.Б., Костина М.В., Скалепова Л.В. Структура и динамика развития вегетативных и генеративных побегов у некоторых представителей сем. *Betulaceae* // Бюлл. ГБС. 2006. Вып. 191. С. 140–149.
11. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
12. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
13. Соколов С.Я. Рост и развитие разветвленного годичного побега у серой ольхи // Ботан. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1776–1787.
14. Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Гульбе А.Я., Ермолова Л.С. Березняки и сероольшаники центра Русской равнины – экотон между экосистемами хвойных пород и сельскохозяйственными угодьями // Лесоведение. 2005. № 4. С. 49–66.
15. Bhat K.M., Ferm A., Kärkkäinen M. On the properties of one-year shoots of *Betula pubescens* Ehrh. and *Salix* ssp. // *Silva fennica*. 1981. V. 15. № 1. P. 18–21.
16. Kozłowski T.T., Clausen J.J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // *Canad. J. Bot.* 1966. V. 44. № 6. P. 827–843.
17. Longman K.A. Physiological studies in Birch // *Proc. Roy. Soc. Edinb. Sec. B*. V. 85. № 1/2. 1984. P. 97–113.
18. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds // *J. Appl. Ecol.* 1982. V. 19. № 1. P. 203–218.
19. Maillette L. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population // *J. Appl. Ecol.* 1982. V. 19. № 1. P. 219–223.
20. Messier Ch., Puttonen P. Growth, allocation, and morphological response of *Betula pubescens* and *Betula pendula* to shade in developing Scots pine stands // *Can. J. For. Res.* 1995. V. 25. P. 629–637.
21. Myking T., Heide O.M. Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of *Betula pendula* and *B. pubescens* // *Tree Physiology*. 1995. V. 15. P. 697–704.

Morphological Features of the Structure and Seasonal Development of European White Birch in Young Stands on Laylands

L. S. Ermolova, Ya. I. Gul'be, T. A. Gul'be

The structure of the crowns in 4-5-year-old *Betula pendula* Roth trees of different heights and the seasonal dynamics of the growth and development of different vegetative shoots in the years with contrasting weather conditions were studied. Some ecomorphological features of the birch under tree layer continuum at the initial stages of its formation on laylands have been revealed as follows: the early formation of a tree-like shape in ontogenesis, a particular role of sylleptic shoots participating in the formation of the crown shoot system and promoting the plasticity of birch in its settlement of open space. Weather anomalies are considered as additional factors affecting the structure of tree stands on laylands.

Morphology, European white birch (Betula pendula Roth), seasonal dynamics of growth and development, formation of stands on laylands.